

Dugesiana, Año 24, No. 1, enero 2017-junio 2017 (primer semestre de 2017), es una publicación Semestral, editada por la Universidad de Guadalajara, a través del Centro de Estudios en Zoología, por el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Camino Ramón Padilla Sánchez # 2100, Nextipac, Zapopan, Jalisco, Tel. 37771150 ext. 33218, http://www.revistascientificas.udg. mx/index.php/DUG/index, glenusmx@gmail.com. Editor responsable: José Luis Navarrete Heredia. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo 04-2009-062310115100-203, ISSN: 2007- 9133, otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: José Luis Navarrete Heredia, Editor y Ana Laura González-Hernández, Asistente Editorial. Fecha de la última modificación 25 de enero 2017, con un tiraje de un ejemplar.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

Dugesiana 24(1): 35-46
Fecha de publicación: 25 de enero 2017

ISSN 1405-4094 (edición impresa)
ISSN 2007-9133 (edición online)

Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleopetera: Chysomelidae)

Systematic and biological aspects of Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleopetera: Chysomelidae)

Sara López-Pérez
Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510, Cd. Mx., México. slopez.p@hotmail.com

RESUMEN

Se presenta una revisión bibliográfica sobre la sistemática, distribución y aspectos biológicos (coloración y evolución del comportamiento social) en Cassidinae. Se concluyó que el aumento de los estudios biológicos es prioritario para llenar los vacíos en la información de las especies y así poder proponer hipótesis sobre la evolución de su comportamiento. Igual de importante es la compilación de la información geográfica, la cual es necesaria para tener un mejor entendimiento sobre los proceso biogeográficos de Cassidinae.

Palabras clave: Cassidinae, biología, cuidado parental, subsocialidad, parasocialidad.

ABSTRACT

A bibliographic revision of systematic, distribution, and biological aspect like coloration and social behavior evolution of Cassidinae were made. I concluded that the increase in biological studies is a priority to fill gaps in the information of the species, and thus to propose hypotheses about the evolution of their behavior. The records of geographic information are necessary for a better understanding of the biogeographic process of Cassidinae.

Key words: Cassidinae, biology, maternal care, subsocial, parasocial.

Chrysomelidae es la familia de escarabajos fitófagos con mayor número de especies después de Curculionidae (Ślipiński *et al.* 2011). Tienen una distribución cosmopolita y actualmente se reconocen 32 500 especies (Ślipiński *et al.* 2011). Dependiendo de la clasificación que se considere, se reconocen 11 (Reid 2000), 13 (Bouchard *et al.* 2011) o 15 subfamilias (Seeno y Wilcox 1982).

Cassidinae es una de las subfamilias más diversas dentro de los crisomélidos y tiene una distribución amplia. Se reconocen 6, 319 especies en 341 géneros y 36 tribus (Borowiec y Świętojańska 2014). La mayoría de las especies tienen una distribución neotropical (Chaboo 2007). Las sinapomorfías que agrupan a los casidinos son las partes bucales en posición ventral, las inserciones antenales próximas y en posición anteroventral con respecto a la cabeza (Schmitt 1989) y la fusión del tarsómero IV con el V (Chaboo 2007, Riley *et al.* 2002).

Durante la historia taxonómica de Cassidinae se han creado una gran cantidad de inconsistencias, por lo que los estudios taxonómicos y sistemáticos actuales han buscado ser más elaborados y resolver la situación taxonómica de la subfamilia. No obstante, debido a la alta diversidad de especies en el grupo, existe un rezago en la información sobre los aspectos biológicos de estos insectos. La presente revisión sintetiza la información sobre la sistemática, distribución, patrones de coloración y la evolución del comportamiento social que se ha registrado en Cassidinae. De este modo se pretende enfatizar y dirigir esfuerzos para completar los vacíos existentes dentro de la información biológica y taxonómica disponible para Cassidinae. Además, se plantean posibles escenarios que podrían subsanar esa falta de información, así como nuevas preguntas de investigación que futuros trabajos podrán abordar.

Sistemática de Cassidinae

La historia taxonómica de Cassidinae ha cambiado constantemente. Actualmente dentro de la subfamilia Cassidinae se reconocen a los hispinos, grupo de escarabajos que anteriormente fueron considerados por diferentes autores como una subfamilia (Hispinae). En el cuadro 1 se muestran los eventos taxonómicos más relevantes para Cassidinae. Ambas subfamilias fueron propuestas por Gyllenhal (1813) en un mismo documento y de acuerdo al principio de prioridad Cassidinae es el nombre correcto por preceder a Hispinae en la publicación (Staines 2002). Sin embargo, la mayoría de los autores continúan refiriéndose a cada grupo como Cassidinae *s. str.* e Hispinae *s. str*. En el presente trabajo se referirá como Cassidinae a la subfamilia en un sentido amplio y se utilizará *s. str.* para especificar a cada grupo.

Además de la apariencia distinta entre la mayoría de las especies de Cassidinae *s. str.* e Hispinae *s. str.* (Fig. 1), el modo de alimentación de las larvas junto con ciertas características morfológicas fueron las razones que separaron a estos dos grupos. Cassidinae *s. str*. se diferenciaba por presentar larvas exófagas con procesos laterales en el tórax y presencia de urogonfos (Fig. 2), en contraste con las larvas de Hispinae *s. str.* que son endófagas y no tienen procesos laterales ni urogonfos (Chaboo 2007;

Cuadro 1. Eventos taxonómicos más relevantes para Cassidinae.

BREVE HISTORIA TAXONÓMICA DE CASSIDINAE	
Gyllenhal, 1813	Propuesta de Cassideae e Hispoideae
Chapuis, 1875	Propuesta del grupo Criptostomados donde se agrupaban Cassidinae *s. str.* e Hispinae *s. str.*
Donckier, 1899	Primer catálogo para Hispinae *s. str.*
Spaeth, 1914	Publicación del primer catálogo para Cassidinae *s. str.*
Spaeth, 1942	Monografía para Cassidinae *s. str.* Documento no publicado y destruido en la segunda guerra mundial.
Hinks, 1952	Con base en una copia de Spaeth (1942) se proponen 19 tribus y 146 géneros para Cassidinae *s. str*. Designación de la especie tipo para cada género.
Borowiec, 1995	Publicación del catálogo para Cassidinae *s. str.*
Staines, 2002	Publicación de la monografía para las tribus y géneros de Hispinae *s. str.* de América.
Borowiec y Switojanska, 2016	Catálogo electrónico para Cassidinae *s. str.*
Staines, 2016	Catálogo electrónico para Hispinae *s. str.*

Staines 2002). Sin embargo, Świętojańska y Kovac (2007) han descrito larvas de Oncocephalini (Hispinae *s. str.*) también con procesos laterales (Fig. 3).

Por otra parte, se han realizado estudios filogenéticos con evidencia morfológica de larvas y adultos que sustentan la hipótesis de Cassidinae como grupo monofilético (Reid 1995; 2000). De igual manera Borowiec (1995) reconoció a Cassidinae como un grupo natural pero lo llamó Hispinae. Hsiao y Windsor (1999) en un análisis con evidencia molecular (12S mtDNA) concluyen que Cassidinae *s. str.* e Hispinae *s. str.* son parafiléticos y los sinonimizan bajo el nombre de Hispinae *s. l.*

Las relaciones de parentesco de Cassidinae con el resto de las subfamilias de Chrysomelidae no han sido establecidas. De acuerdo con Chaboo (2007), existen diversas hipótesis filogenéticas que ubican a Eumolpinae, Criocerinae, Lamprosomatinae, Donaciinae y Cryptocephalinae como grupos hermanos de Cassidinae.





Figura 1. A) *Ogdoecosta biannularis* (Boheman) (Cassidinae *s. str.*), B) *Xenochalepus* sp. (Hispinae *s. str.*).

Figura 2. Larvas de Cassidinae *s. str.* A) Cassidini sp., B) *Chelymorpha* sp., C) *Charidotella* sp., D) *Enagria ovata* Boheman.

Otra hipótesis basada en caracteres morfológicos de larvas, sugiere que el grupo hermano es Galerucinae (Lee 1993). En análisis recientes basados en caracteres morfológicos (Chaboo 2007; Reid 1995; 2000), los grupos hermanos que han sido constantes en las diferentes topologías son Eumolpinae y Criocerinae; mientras que en análisis moleculares se sugiere a Orsodacninae o a un gran clado formado por Galerucinae *s. l.*, Chrysomelinae, Criocerinae, Synetinae, Megalopodinae y Orsodacninae como posibles grupos hermanos (Hsiao 1994 a,b).

Los trabajos que abordan las relaciones filogenéticas entre las tribus de Cassidinae son escasos (Borowiec



Figura 3. Larvas de Hispinae *s. str.*

1995; Chaboo 2007; Hsiao y Windsor 1999) y no se ha recobrado una topología en común. Hasta el momento el análisis morfológico de Chaboo (2007) ha sido el que ha incorporado el mayor número de taxones terminales. Hsiao y Winsor (1999) en su análisis molecular (12S mtDNA) consideraron 47 especies restringidas a Panamá. Borowiec (1995) utilizó caracteres morfológicos de adultos extraídos de claves taxonómicas, y no aportó ningún carácter nuevo. A partir de los estudios anteriores, la tendencia ha sido evaluar la monofilia en las tribus, tal es el caso de Omocerini (Rodriguez 2011) e Ischyrosonychini (Shin 2015).

Dado que sólo hay estudios para dos de las 36 tribus de Cassidinae, es evidente la necesidad de aumentar los estudios taxonómicos y filogenéticos que esclarezcan la historia evolutiva y proporcionen estabilidad a la clasificación de esta subfamilia. Así mismo, es necesario explorar a fondo la morfología tanto de los estados inmaduros como de adultos y recurrir a otras herramientas como las técnicas moleculares, métodos como la morfometría geométrica, la exploración de caracteres con la ayuda de la microscopía electrónica o la adición de caracteres ecológicos.

Coloración en Cassidinae

Una de las características de los escarabajos que ha llamado la atención de los investigadores es su coloración. Entre las familias más llamativas se encuentran Buprestidae, Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Melolonthidae y Scarabaeidae. En los crisomélidos los colores van desde los más opacos hasta los más brillantes. En Cassidinae se presentan tonalidades sin brillo, metálicas e iridiscentes (Fig. 4) y algunas especies tienen la capacidad de cambiar de color en un instante (Barrows 1979; Vigneron *et al.* 2007).

Los colores de los casidinos pueden ser uniformes o aparecer en diferentes combinaciones en los adultos, por lo que no existe un patrón de coloración que defina a un grupo de géneros o especies. En este sentido, existen especies que muestran un alto nivel de polimorfismo, como es el caso de algunas especies de *Aspidimorpha* Hope, 1840, *Cassida* Linneo, 1758 (Verma y Kalaichelvan 2004), *Chelymorpha* Chevrolat, 1836 (Hamity y Neder de Román 2008) y *Ogdoecosta* Spaeth, 1909 (Fig. 5). Otras especies como *Conchylotenia hybrida* (Boheman, 1854) van cambiando su coloración durante su etapa adulta (Ghebremariam *et al.* 2014).

La homocromía también es un fenómeno presente en Cassidinae. Por ejemplo, *Microctenochira difficilis* (Boheman, 1855) presenta un color púrpura brillante semejante a su planta hospedera (*Ipomoea* L.) y la coloración plateada de *Plagiometriona paleacea* (Boheman, 1855) es prácticamente igual al envés de las hojas de su hospedero (*Solanum swartzianum* Roem.) (Flinte *et* al. 2008).

En otras ocasiones los patrones de coloración de los casidinos se han relacionado con el mimetismo. Ciertas especies presentan un patrón de coloración en vista dorsal que asemejan un “ojo” (Balsbaugh 1988) (Fig. 6), *Calyptocephala discoidea* Champion, 1893, *Charidorella ambita* (Champion, 1894), *Tapinaspis atroannulus* (Champion, 1894), *T. wesmaeli* (Boheman, 1855) y *Microctenochira vivida* (Boheman, 1855) son especies con este patrón. Especies de *Chalepus* Thunberg, 1805 y *Oxychalepus* Uhmann, 1937 mimetizan a escarabajos de la familia Lycidae; los lícidos se caracterizan por presentar colores aposemáticos que combinan negro con rojo, naranja o amarillo, combinaciones que alejan a los depredadores (Bocak y Yagi 2010) (Fig. 7).

La iridiscencia es otro fenómeno presente en Cassidinae y ha sido poco estudiada (Shin y Davis 2015; Mckenzie y Large 1998). En los casidinos, la iridiscencia se presenta por la refracción de la luz en los élitros (Seago *et al.* 2009). Algunos casidinos iridiscentes tienen la capacidad de cambiar su color en pocos segundos. *Charidotella egregia*

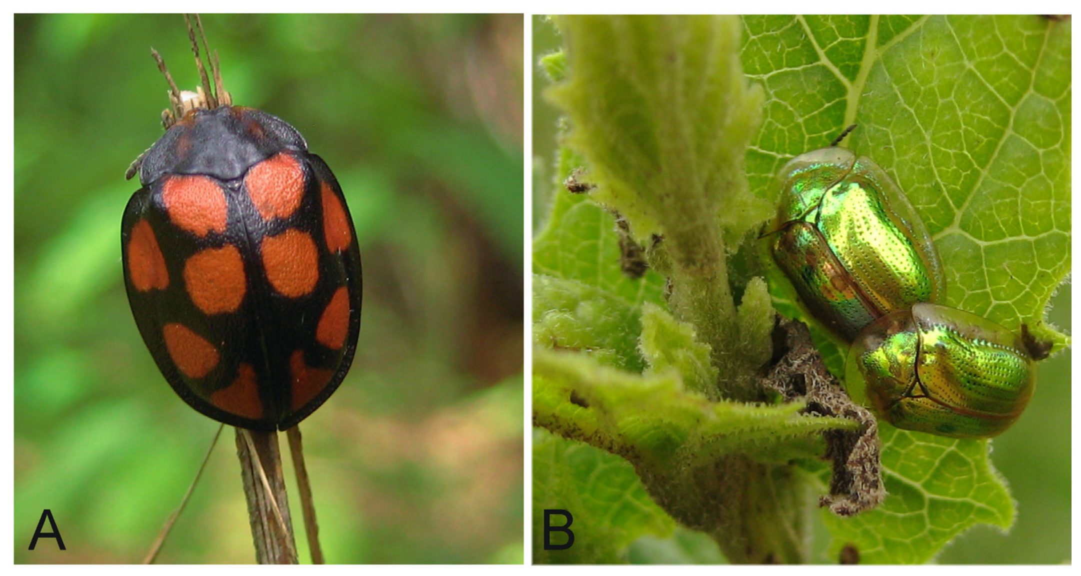


Figura 4. Tonalidades en Cassidinae *s. l.* A) Tono mate en *Ogdoecosta epilachnoides* (Champion), B) Tono metálico e iridiscente en *Charidotella* sp. Fotografías cortesía de Geovanni Rodríguez Mirón.



Figura 5. Polimorfismo en *Ogdoecosta catenulata* (Boheman).



Figura 6. Especies en vista dorsal que asemejan un ojo. A) *Tapinaspis wesmaeli* (Boheman), B) *Microctenochira vivida* (Boheman).

(Boheman, 1855), *C. sexpunctata* (Fabricius, 1781), *Deloyala guttata* (Olivier, 1790) y *Eurypepla calochroma* (Blake, 1965) son especies en las que se ha reportado esta capacidad (Verma y Kalaichelvan 2004; Obs. Pers.). El cambio de color en *C. egregia* va del dorado brillante al rojo y en *C. sexpunctata* aparte de la tonalidad roja se dejan ver dos motas en los élitros. Este fenómeno ocurre cuando los insectos son perturbados y se atribuye a la hidratación

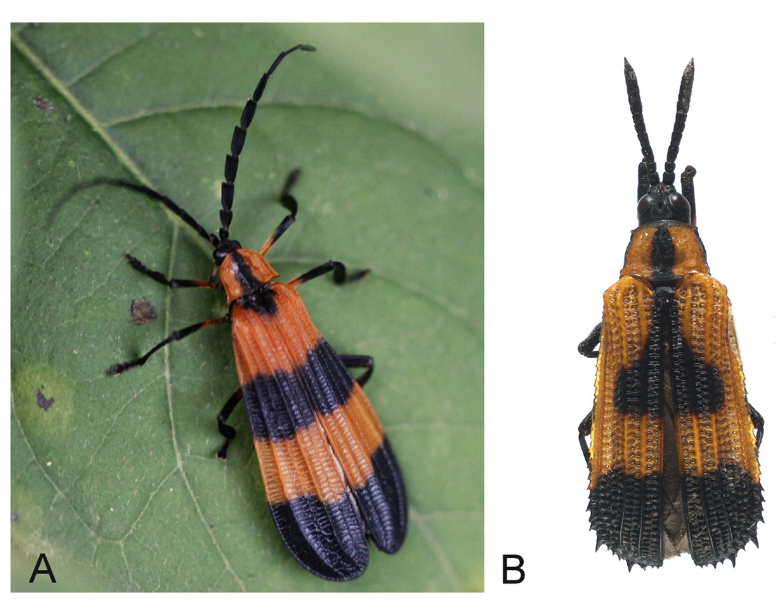


Figura 7. Especie de *Oxychalepus* Uhmann mimetizando a un lícido. A) *Calopteron* sp., B) *Oxychalepus balyanus* (Weise).

de las capas de la cutícula de los élitros por la hemolinfa, así cuando los élitros son hidratados se presenta la tonalidad dorada y el rojo aparece cuando las capas se secan (Seago *et al.* 2009; Shin y Davis 2015; Mckenzie y Large 1998). El color rojo se origina por pigmentos que se encuentran en las células epidérmicas en una de las capas de la cutícula (Shin y Davis 2015).

En un estudio reciente, Shin y Davis (2015) realizaron un experimento para comprobar la hipótesis de la coloración a partir de la cantidad de hemolinfa. *Eurypepla calochroma* fue la especie modelo por cambiar sus tonalidades de verde a azul. En este experimento se comprobó que el cambio de coloración, al menos en esta especie, sí es debido al flujo de la hemolinfa en los élitros y pronoto. Además de que la tonalidad que se presenta va de acuerdo a la cantidad de hemolinfa.

Los fenómenos de coloración presentes en Cassidinae no se han estudiado desde un aspecto evolutivo. La coloración producida por la hidratación de los élitros sólo se ha registrado para especies de Ischyrosonychini y Cassidini, y la refracción de la luz sólo se ha observado en Cassidini. Es necesario recopilar más información sobre otras especies que presenten algún fenómeno cromático para conducir estudios desde un marco filogenético y proponer hipótesis sobre el origen de la coloración en Cassidinae. La primera pregunta a contestar sería si existe homología entre los fenómenos de coloración presentes. Así mismo, sería interesante conocer que otros casidinos son miméticos y cuál ha sido la historia evolutiva de este fenómeno. Hasta el momento sólo se conoce el mimetismo mülleriano en especies de la tribu Chalepini.

La policromía intraespecífica (*e.g. Ogdoecosta catenulata* Boheman, 1854) es otro tema a desarrollar en futuros estudios. Debido a la variedad de formas en una misma especie, se han creado una gran cantidad de sinónimos y por tal motivo se ha evitado el uso del color como carácter diagnóstico o en análisis filogenéticos. En este sentido, las técnicas moleculares podrían ser una herramienta útil al momento de establecer dudas sobre si formas diferentes pertenecen a una o a distintas especies. Otro aspecto a desarrollar son las implicaciones que tiene la variación de color en el comportamiento sexual, ya que se ha encontrado que puede ser importante en la selección sexual de especies como *Plateumaris sericea* (Linnaeus, 1761) (Kurachi *et al.* 2002).

Evolución del comportamiento social en Cassidinae

Uno de los temas con mayor atención en el estudio de los insectos es el comportamiento social. Además es foco de debates en torno a los diferentes términos que se utilizan para nombrar a los diferentes niveles de organización social y los criterios para determinar cuáles insectos son sociales y por qué. Dentro de los niveles de organización, la eusocialidad es el comportamiento más complejo y el mejor estudiado (Costa 1997; Wilson y Hölldobler 2005). Especies del orden Hymenoptera (abejas y hormigas) y Blattodea (termitas) son los taxones que se consideran eusociales. Las características de los insectos eusociales son el sobrelapamiento de dos o más generaciones, el cuidado de la progenie por parte de los adultos y la presencia de castas, con una hembra reproductiva (Wilson 1971).

Sin embargo, existen otros niveles de organización social en los insectos que definen a aquellos que no cumplen con las tres características de la eusocialidad. Entre estos se encuentra la subsocialidad, que son aquellos insectos que presentan un cuidado parental o maternal (Lin y Michener 1972; Wilson 1971). Otro nivel es la parasocialidad, que agrupa a los insectos comunales donde los miembros de una misma generación viven juntos, sin ningún cuidado por parte de los adultos y sin división de labores (Lin y

Michener 1972; Wilson 1971).

En Coleoptera la parasocialidad se ha registrado en familias como Carabidae, Chrysomelidae, Erotylidae y Curculionidae (Bonacci *et al.* 2008; Costa *et al.* 2007; Deneubourg *et al.* 1990; Nahrung *et al.* 2001; Robertson *et al.* 2004), mientras que la subsocialidad se ha observado en estas mismas familias más Scarabaeidae y Silphidae (Chaboo *et al.* 2014; Halffter *et al.* 1996; Lövei y Sunderland 1996; Macedo *et al.* 2015; Meierhofer *et al.* 1999; Robertson *et al.* 2004; Windsor *et al.* 2013). Estos comportamientos sociales son usados como estrategias de defensa ante los depredadores de cada familia y además implica la optimización de recursos (Chaboo 2007).

Dentro de Cassidinae, algunas especies tienen comportamiento subsocial, pero la parasocialidad es el comportamiento más común. Las larvas de algunas especies de *Physonota* Boheman, 1854, *Enagria* Spaeth, 1913 y *Ogdoecosta* Spaeth, 1909 forman agregaciones y además se ha observado que presentan cicloalexia, comportamiento que consiste en acomodarse en círculo y mover en conjunto los urogonfos que están cubiertos por sus desechos, para ahuyentar a sus depredadores (Dury *et al.* 2014) (Fig. 8).

El comportamiento subsocial en casidinos sólo se ha registrado en 26 especies de cinco géneros de Mesomphaliini y Eugenysini (Macedo *et al.* 2015). De las 35 especies registradas para Eugenysini sólo *Eugenysa coscaroni* Viana, 1968, *E. colombiana* (Boheman, 1850) y *Agenysa peruviana* Spaeth, 1915 presentan comportamiento subsocial (Chaboo 2002; Chaboo *et al.* 2014; Windsor *et al.* 1992). Mesomphaliini es la segunda tribu más diversa de Cassidinae, y de las 550 especies descritas seis especies de *Acromis* Chevrolat, 1836, 11 de *Omaspides* Chevrolat, 1836 y seis de *Paraselenis* Spaeth, 1913 son subsociales (Chaboo *et al.* 2014).



Figura 8. Cicloalexia en larvas de *Enagria ovata* Boheman.

Se ha observado que las hembras comienzan con el cuidado desde el momento que depositan los huevos hasta que emergen los imagos. El cuidado puede durar desde un par de semanas hasta tres meses (Chaboo 2007; Chaboo *et al.* 2014). Las hembras son capaces de ahuyentar a hormigas o redúvidos, principales depredadores de los huevos y larvas (Chaboo 2007).

La evolución del comportamiento social en Cassidinae no se ha evaluado en un contexto filogenético riguroso. Chaboo *et al.* (2014) analizaron la subsocialidad en Cassidinae apoyándose en el análisis filogenético morfológico de Chaboo (2007). En dicho estudio, se muestran los clados que presentan un comportamiento parasocial (o gregario como ellos lo refieren) de las larvas, cicloalexia y cuidado maternal (Fig. 9). Dada la topología del árbol con cinco (tres especies de Mesomphaliini y dos de Eugenysini) de las 26 especies que presentan cuidado maternal, concluyeron que la subsocialidad en Cassidinae se habría originado una vez con una pérdida posterior en *Echoma* Chevrolat o en dos ocasiones de manera independiente. La agregación de las larvas se encuentra en la mayoría de las tribus del clado Cassidinae *s. str.* y pareciera que son el primer intento de un comportamiento social (Chaboo 2007).

En Chrysomelinae también se ha registrado el cuidado maternal. A partir de un análisis filogenético con evidencia molecular Chaboo *et al.* (2014) encontraron que existen cuatro orígenes independientes para el cuidado maternal en esta subfamilia. En Erotylidae, otra familia de Coleoptera que presenta comportamiento comunal y cuidado parental, también se ha encontrado que estos fenómenos se han originado al menos tres veces de manera independiente en la familia (Robertson *et al.* 2004).

La subsocialidad y el comportamiento comunal parecen ser fenómenos que se originaron varias veces de manera independiente dentro de un grupo. En los casidinos se puede observar que los comportamientos sociales sólo se presentan en los clados que han divergido más temprano (Chaboo *et al.* 2014).

La combinación de la subsocialidad con otras estrategias como el almacenamiento de desechos (heces y exuvias) en los urogonfos y/o la cicloalexia conceden a las especies más beneficios que las especies que son solitarias o que sólo presentan urogonfos cubiertos o cicloalexia (Vencl *et al.* 2011). Dado que los casidinos son escarabajos con un vuelo lento y movilidad reducida, probablemente la suma de estrategias de defensa los hace menos vulnerables a depredadores o parasitoides.

El estudio de la biología de otras especies es necesario para llenar los espacios en blanco que hay en este campo. La diversidad de especies de casidinos hace de ésta una tarea compleja. El trabajo continuo permitirá contestar con menos ambigüedad preguntas sobre la evolución de estos insectos.

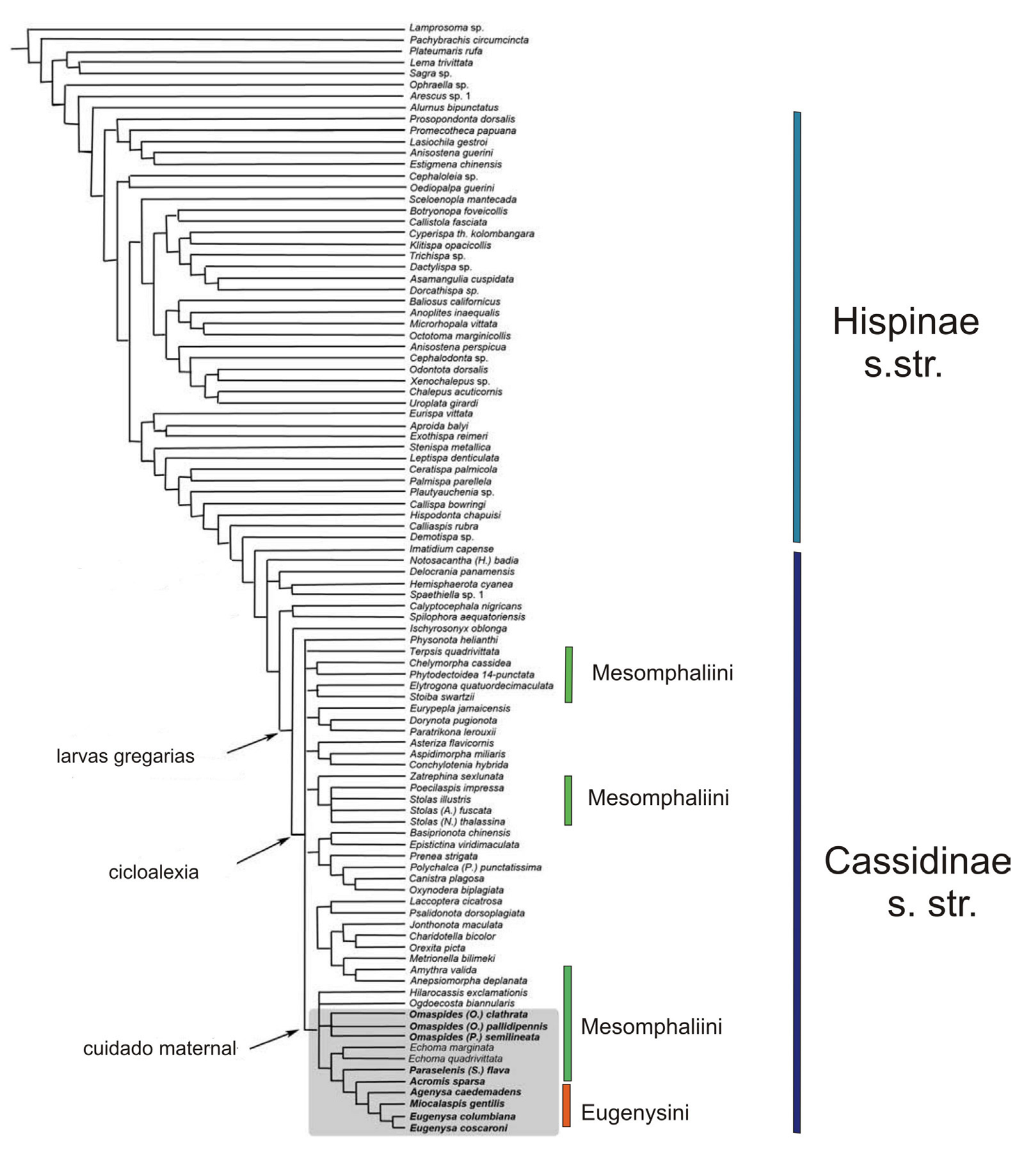


Figura 9. Hipótesis filogenética de Cassidinae con base en evidencia morfológica, donde se muestra el clado con parasocialidad, cicloalexia y subsocialidad. Modificado de Chaboo *et al.* 2014.

Distribución

En Cassidinae se han descrito 6, 319 especies dentro de 341géneros y 36 tribus que se encuentran distribuidas en todo el mundo, a excepción de Nueva Zelanda, islas como Micronesia y el archipiélago hawaiano y la Antártida (Borowiec y Świętojańska 2011; 2014; Chaboo 2007). La mayor riqueza de especies se encuentra en los trópicos del planeta, patrón espacial más común de la distribución de la riqueza de las especies (Gaston *et al.* 2007). En la región Neotropical se concentra la mayor diversidad (más del 30%). En el cuadro 2 se detalla la distribución para cada tribu.

De las 36 tribus, Cassidini es la más diversa y se conforma por más de 1000 especies que se encuentra ampliamente distribuidas en todo el mundo. En la región Neotropical se distribuyen 18 tribus, de las cuales 14 son endémicas de esta región y de acuerdo a Chaboo (2007) se encuentran estrechamente relacionadas. Las tribus Chalepini, Ischyrosonychini, Mesomphaliini y Cassidini también se distribuyen en la región Neártica. En la región Paleártica se distribuyen ocho tribus, en la Oriental diez, en la Etiópica 12 y en la región Austral nueve. La distribución de la mayoría de las tribus es amplia ya que se distribuyen en más de dos regiones (Borowiec y Świętojańska 2014; Chaboo 2007). Otras tribus como Aproidini formada por un género y tres especies, sólo se encuentra en Australia. Callohispini y Exothispini, tribus monoespecíficas, son endémicas de la región Etiópica. Callohispini se encuentra restringida a Madagascar (Borowiec y Świętojańska 2014, Staines 2016).

La biogeografía del grupo ha sido discutida escasamente, no existen estudios que reporten algún patrón, ni hipótesis que describan el origen de su distribución (Chaboo 2007). Sin embargo, se pueden encontrar trabajos que compilan

Cuadro 2. Número de especies, géneros y distribución de Cassidinae. Modificado de Chaboo (2007).

Tribu	**No. géneros**	**No. especies**	**Distribución**
Alurnini	6	29	Neotropical
Anisoderini	3	75	Oriental, Paleártica
Aproidini	1	3	Austral
Arescini	4	17	Neotropical
Aspidimorphini	7	281	Etiópica, Oriental
Basioprionotini	5	81	Etiópica , Oriental, Paleártica
Botryonopini	2	40	Etiópica, Oriental
Callispini	6	173	Etiópica, Oriental
Callohispini	1	1	Etiópica
Cassidini	9	1281	Cosmopolita
Chalepini	57	738	Neártica, Neotropical
Coelaenomenoderini	8	73	Austral, Oriental
Cryptonychini	24	138	Austral, Etiópica, Oriental
Delocraniini	1	3	Neotropical
Dorynotini	6	47	Neotropical
Eugenysini	3	35	Neotropical
Eurispini	3	14	Austral, Oriental
Exothispini	1	1	Etiópica
Goniocheniini	5	30	Neotropical
Gonophorini	10	290	Austral, Oriental
Hemisphaerotini	2	42	Neotropical
Hipoleptini	1	4	Neotropical
Hispini	20	611	Austral, Etiópica, Paleártica
Hybosispini	1	5	Neotropical
Imatidiini	9	956	Neotropical
Ischyrosonychini	9	66	Neártica, Neotropical
Leptispini	1	67	Austral, Etiópica, Paleártica
Mesomphaliini	16	528	Neártica, Neotropical
Notosacanthini	2	254	Etiópica, Oriental, Paleártica
Omocerini	7	139	Neotropical
Oncocephalini	3	72	Austral, Etiópica, Paleártica
Promecothecini	2	34	Austral, Etiópica, Paleártica
Prospodontini	1	26	Neotropical
Sceloenoplini	5	219	Neotropical
Spilophorini	3	67	Neotropical

los datos de distribución de faunas específicas (Borowiec 1990; 1992; Borowiec y Świętojańska 2001; 2011).

Los estudios filogenéticos son fundamentales para entender la estructura geográfica de los taxones, por lo que los resultados de estudios filogenéticos sobre las tribus Omocerini, Ischyrosonychini y Cassidini ayudaran a comprender mejor la distribución de estos grupos. Sin embargo, es necesario continuar con la síntesis de la información geográfica para poder realizar estudios más detallados sobre la distribución de esta subfamilia.

DISCUSIÓN

Los estudios en donde se incluya a casidinos e hispinos son indispensables para no seguir generando inconsistencias en la clasificación de estos insectos. Los resultados de los análisis filogenéticos que hasta ahora se han realizado han propuesto hipótesis que cambian la clasificación de Cassidinae. Estos cambios son el principio de un esfuerzo de estabilizar la clasificación del grupo. Además sólo con una base filogenética solida se podrán contestar sin ambigüedad preguntas acerca de la evolución de este grupo.

Hasta el momento los datos biológicos se han recabado de manera paulatina y dado que los casidinos cuentan con una larga lista de especies, la tarea parece ser interminable. Sin embargo, futuros estudios permitirán conocer más a fondo aspectos de su biología, como lo es el comportamiento social.

Otro aspecto que se debe abordar es que, debido a su carácter fitófago, algunas especies son de importancia económica. De los cultivos más comunes atacados por los casidinos se encuentran los de palma aceitera, de papa y de bambú. En México se ha reportado como plaga potencial del chile silvestre en Baja California y de la palma aceitera en Tabasco. Por lo que el conocimiento del comportamiento biológico de las especies potencialmente plagas, ayudará a planificar soluciones que combatan las pérdidas monetarias.

CONCLUSIONES

La estabilidad de la sistemática de Cassidinae aún se ve distante, a pesar de que recientemente la subfamilia ha cobrado interés y ganado especialistas, en comparación con otras subfamilias de Chrysomelidae. La práctica taxonómica constante es un ejercicio que ayudará a dilucidar los conflictos taxonómicos que se han generado en el pasado, así como también facilitará el reconocimiento de las especies involucradas, ya que algunas de estas especies presentan un alto polimorfismo. Además, con la propuesta de nuevas hipótesis de parentesco se podrá establecer una clasificación de manera natural.

Las observaciones y estudios detallados sobre la biología de los casidinos aportaran información que esclarezcan preguntas como si existe alguna comunicación entre ellos, por ejemplo. De igual manera la recopilación de información geográfica es necesaria para después ser evaluadas conjuntamente con hipótesis filogenéticas que ayuden a reconocer tendencias geográficas de los diferentes grupos de Cassidinae.

AGRADECIMIENTOS

A Santiago Zaragoza Caballero, Gabriela Castaño Meneses, Carlos Balboa, Martín Zurita, Paulina Cifuentes, Geovanni Rodríguez y dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al escrito. A Susana Guzmán por la asistencia técnica en la toma de fotografías con el microscopio ZEISS AxioZoom V16 y a Berenit Mendoza por la toma de micrografías de microscopía electrónica en el Instituto de Biología, UNAM. Al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

La autora extiende su reconocimiento a la larga trayectoria de la Dra. Imelda Martínez Morales en el estudio de los escarabajos, enfocado principalmente a la reproducción.

LITERATURA CITADA

Balsbaugh Jr, E.U. 1988. Mimicry and the Chrysomelidae. (pp. 261-284). In: Jolivet, P. and T.H. Hsiao (Eds.). *Biology of Chrysomelidae*. Springer, Netherlands.

Barrows, E.M. 1979. Life cycles, mating, and color change in tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *The Coleopterists' Bulletin*, 33(1): 9-16.

Bocak, L. and T. Yagi. 2010. Evolution of mimicry patterns in *Metriorrhynchus* (Coleoptera: Lycidae): the history of dispersal and speciation in Southeast Asia. *Evolution*, 64(1), 39-52.

Bonacci, T., P. Brandmayr, R. Dalpozzo, A. De Nino, A. Massolo, A. Tagarelli, and T. Z. Brandmayr. 2008. Odour and colour similarity in two species of gregarious Carabid beetles (Coleoptera) from the Crati valley, southern Italy: a case of Müllerian mimicry? *Entomological news*, 119(4), 325-337.

Borowiec, L. 1990. A review of the genus *Cassida* L. of the Australian region and Papuan subregion (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus. International Journal of Invertebrate Taxonomy*, (01): 1-51.

Borowiec, L. 1992. A review of the tribe Aspidomorphini of the Australian Region and Papuan Subregion [Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae].*Genus. International Journal of Invertebrate Taxonomy*, 3(3): 121-184.

Borowiec, L. 1995. Tribal classification of the cassidoid Hispinae (Coleoptera: Chrysomelidae). (pp. 451–558). In: Pakaluk, J. and S.A Slipinski (Eds.). *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera*. Warszawa, Muzeum I Instytut Zoologii.

Borowiec, L., and J. Świętojańska. 2011. The Tortoise beetles of Madagascar (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), Part 1: Basiprionotini, Aspidimorphini and Cassidini (except the genus Cassida). *Polish Taxonomical Monographs*, 18: 1-246.

Borowiec, L. and J. Świętojańska. 2014. Cassidinae Gyllenhal, 1813. (pp. 198-217). In: Leschen R.A.B. & R.G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics* (*Phytophaga*). De Gruyter, Berlin/Boston.

Borowiec, L. and J. Świętojańska. 2016. *Cassidinae of the world. An interactive manual (Coleoptera: Chrysomelidae)*. http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm. Fecha de consulta: 17 de octubre de 2016.

Chaboo, C.S. 2002. First report of immatures, genitalia and maternal care in *Eugenysa Columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Eugenysini).

Coleopterists Bulletin, 56 (1): 50–67.

Chaboo, C.S. 2007. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (Tortoise and leaf-mining beetle) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History,* 305: 1-250.

Chaboo, C.S., F.A. Frieiro-Costa, J. Gómez-Zurita, and R. Westerduijn. 2014. Origins and diversification of subsociality in leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Chrysomelinae). *Journal of Natural History*, 48(37-38): 2325-2367.

Chapuis, F. (1875) Famille des phytophages. (pp. 1–420). In: Laccordaire, J.T. (Ed.). *Histoire naturelle des insectes, Genera des Coleopteres*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.

Costa, J.F., W. Cosio, and E. Gianoli. 2007. Group size in a gregarious tortoise beetle: patterns of oviposition vs. larval behaviour. *Entomologia experimentalis et applicata*, 125(2): 165-169.

Costa, J.T. 1997. Caterpillars as social insects: largely unrecognized, the gregarious behavior of caterpillars is changing the way entomologists think about social insects. *American scientist*, 85(2): 150-159.

Deneubourg, J.L., J.C. Grégoire, and E. Le Fort. 1990. Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetle *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Insect Behavior*, 3(2): 169-182.

Donckier, H.D. 1899. Catalogue systematique des Hispides. *Annales de la Société entomologique de France*, (68): 540-615.

Dury, G.J., J.C. Bede, and D.M. Windsor. 2014. Preemptive Circular Defence of Immature Insects: Definition and occurrence of Cycloalexy Revisited. *Psyche: A Journal of Entomology*, (2014): 1-13.

Flinte, V., M.V. Macedo, R.F. Monteiro, P. Jolivet, J. Santiago-Blay, and M. Schmitt. 2008. Tortoise beetles (Chrysomelidae: Cassidinae) of a tropical rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. (pp. 195-209). In: Jolivet, P. (Ed.). *Research on Chrysomelidae volume 1*. Brill, Leiden-Boston.

Gaston, K.J.S., I.J. Spicer, y A. Echegaray. 2007. *Biodiversidad: introducción.* Acribia, Zaragoza, España

Ghebremariam, T.T., K. Krüger, and C.F. Reinhardt. 2014. Biology of *Conchyloctenia hybrida* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) on *Solanum campylacanthum* subsp. *panduriforme*. *Annals of the Entomological Society of America*, 107(4): 818-825.

Gyllenlal, L. 1813. Insecta Suecica. Classis I. Coleoptera sive Eleuthera, Tomus I, pars. III, Scaris*,* 730.

Halffter, G., C. Huerta and J. Lopez-portillo. 1996. Parental care and offspring survival in *Copris incertus* Say, a sub-social beetle. *Animal Behaviour*, 52(1): 133-139.

Hamity, V.C. and L.E. Neder de Román. 2008. Bioecological aspects of *Chelymorpha varians* Blanchard (Coleoptera: Chrysomelidae, Cassidinae), a Convolvulaceae defoliator. *Idesia (Arica)*, 26(2): 69-73.

Hincks, W.D. 1952. The genera of the Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Transaction of the Royal Entmological Society of London*, 103(10): 327-358.

Hsiao, T.H. 1994a. Molecular phylogeny of chrysomelid beetles inferred from mitochondrial DNA sequence data (Coleoptera: Chrysomelidae). (pp. 9-17). In: Furth D.G. (Ed.). *Proceedings of the Third International Symposium on the Chrysomelidae, Beijing*. Backhuys, Leiden.

Hsiao, T.H. 1994b. Molecular phylogeny of chrysomelid beetles inferred from mitochondrial DNA sequence data (Coleoptera: Chrysomelidae). (pp. 237-248). In Jolivet P.H., M.L. Cox and E. Petitpierre (Eds.). Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic:Dordrecht.

Hsiao, T.H. and D.M. Windsor. 1999. Historical and biological relationships among Hispinae inferred from 12S MTDNA sequence data. (pp. 39-50). In: Cox M.L. (Ed.). *Advances in Chrysomelidae Biology.* Leiden, Backhuys.

Kurachi, M., Y. Takaku, Y. Komiya and T. Hariyama. Deneubourg. The origin of extensive colour polymorphism in *Plateumaris sericea* (Chrysomelidae, Coleoptera). *Naturwissenschaften*, 89(7), 295-298.

Lee, J.E. 1993. Phylogenetic studies on the larvae of the Chrysomelidae (Coleoptera) from Japan. *Japanese Journal of Entomology*, 61(3), 409-424.

Lin, N. and C.D. Michener. 1972. Evolution of sociality in insects. Q*uarterly Review of Biology*, 131-159.

Lövei, G.L. and K.D. Sunderland. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41(1): 231-256.

Macedo, M.V., V. Flinte, A. Abejanella, and C.S. Chaboo. 2015. Three New Reports of Subsocial Tortoise Beetles from South America (Chrysomelidae: Cassidinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 108(6): 1088-1092.

Meierhofer, I., H.H. Schwarz, and J.K. Müller. 1999. Seasonal variation in parental care, offspring development, and reproductive success in the burying beetle, *Nicrophorus vespillo*. *Ecological Entomology*, 24(1): 73-79.

Mckenzie, D. and M. Large. 1998. Multilayer reflectors in animals using green and gold beetles as contrasting examples. *The Journal of experimental biology*, 201(9): 1307-1313.

Nahrung, H.F., P.K. Dunstan and G.R Allen. 2001. Larval gregariousness and neonate establishment of the eucalypt-feeding beetle *Chrysophtharta agricola* (Coleoptera: Chrysomelidae: Paropsini). *Oikos*, 94(2): 358-364.

Reid, C.A.M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships of the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). (pp. 559–631). In: Pakaluk, J. and S.A. Slipinski (Eds.). *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the*

80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum I Instytut Zoologii PAN:Warszawa.

Reid, C.A.M. 2000. Spilopyrinae Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera). *Invertebrate Taxonomy*, 14(6): 837–862.

Riley, E.G., S.M. Clark, R.W. Flowers, and A.J. Gilbert. 2002. Chrysomelidae Latreille 1802. (pp. 617–691). In: Arnett, R.H., M.C. Thomas, P.E. Skelley and J.H. Frank (Eds.). *American beetles. Polyphaga: Scarabaeioidea through Curcurlionoidea*. CRC Press, Baton Rouge.

Robertson, J.A., J.V. McHugh and M.F. Whiting. 2004. A molecular phylogenetic analysis of the pleasing fungus beetles (Coleoptera: Erotylidae): evolution of colour patterns, gregariousness and mycophagy. *Systematic Entomology*, 29(2): 173-187.

Rodriguez, F.F. 2011. Filogenia da tribo Omocerini Hincks, 1952 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). Tesis doctoral, Universidad de Sao Paulo.

Schmitt, M. 1989. On the phylogenetic position of the Bruchidae within the Chrysomeloidea. (pp. 531-737). In: Furth D.G. and T.N. Seeno (Eds.). *Second International Symposium of the Chrysomelidae*. Entomography.

Seago, A.E., P. Brady, J.P. Vigneron and T.D. Schultz. 2009. Gold bugs and beyond: a review of iridescence and structural colour mechanisms in beetles (Coleoptera). *Journal of the Royal Society Interface*, 6(Suppl 2), S165-S184.

Seeno, T.N. and J.A. Wilcox. 1982. Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography* 1: 1-221.

Shin, C. 2015. Phylogeny of the tortoise beetle tribe Ischyrosonychini based on morphological data (Coleoptera: Chrysomelidae). In: *Systematic and morphology of Ischyrosonychini, with an investigation of color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae)*. PhD. Thesis, Universidad de Kansas, Kansas City, USA.

Shin, C. and Davis R. 2015. Observation and histological study on color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). In: *Systematic and morphology of Ischyrosonychini, with an investigation of color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae)*. PhD. Thesis, Universidad de Kansas, Kansas City, USA.

Slipinski, S.A., R.A.B. Leschen and J.F. Lawrence. 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758. (pp. 203–208). In: Z-Q, Zhang (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Zootaxa, 3148.

Spaeth, F. 1914. Chrysomelidae, 16. Cassidinae. (pp. 1-116). In: Schenkling S. (Ed.). *Coleopterum Catalogus auspiciis et auxilio.* Berlin.

Staines C.L. 2016. Catalog of the hispines of the World (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). http://entomology.si.edu/Collections_Coleoptera-Hispines.html. Fecha de consulta: 17 de octubre de 2016.

Staines, C.L. 2002. The New World tribes and genera of Hispines (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104(3): 721-784.

Świętojańska, J. 2001. *A Revision of the Tribe Aspidimorphini of the Oriental Region:* (*Coleoptera-Chrysomelidae-Cassidinae*). BS [“ Biologica Silesiae”].

Świętojańska, J. and D. Kovac. 2007. Description of immatures and the bionomy of the Oriental leaf beetle *Chaeridiona thailandica* Kimoto, 1998 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Oncocephalini), a leaf-mining hispine beetle. *Zootaxa,* (1637): 21-36.

Vencl, F.V., P.A. Trillo and R. Geeta. 2011. Functional interactions among tortoise beetle larval defenses reveal trait suites and escalation. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(2): 227-239.

Verma, K.K. and T. Kalaichelvan. 2004. Polymorphism and microtaxonomy in Chrysomelidae. (pp. 213-224). In: Jolivet, P., J.A., Santiago-Blay and M. Schmitt (Eds.). *New contributions in biology of the Chrysomelidae*. Kugler Publications, The Hague.

Vigneron, J.P, J.M. Pasteels, D.M. Windsor, Z. Vértesy, M. Rassart, T. Seldrum, J. Dumont, O. Deparis, V. Lousse, L.P. Biró, D. Ertz and V. Welch. 2007. Switchable reflector in the Panamanian tortoise beetle *Charidotella egregia* (Chrysomelidae: Cassidinae). *Physical Review E*, 76(3): 1-10.

Wilson, E. O. 1971. *The insect Societies*. Cambridge, Harvard University Press.

Wilson, E. O. and B. Hölldobler. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(28): 13367-13371.

Windsor, D.M., E.G. Riley and H.P. Stockwell. 1992. An introduction to the biology and systematics of Panamanian tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Insects of Panama and Mesoamerica. Selected studies. Oxford University Press, New York*, (372):391.

Windsor, D.M., G.J. Dury, F.A. Frieiro-Costa, S. Lanckowsky, S. and J.M. Pasteels. 2013. Subsocial Neotropical Doryphorini (Chrysomelidae, Chrysomelinae): new observations on behavior, host plants and systematics. *ZooKeys*, (332): 71-93.

Recibido: 20 de octubre de 2016
Aceptado: 5 de enero de 2017